BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 41 — N° 4, 1969, pp. 901-908.

CONSIDÉRATIONS SUR LA SYSTÉMATIQUE DES PHORONIDIENS.
VI. *Phoronopsis albomaculata Gilchrist, 1907*

Par Christian-Charles EMIG et Bernard THOMASSIN

Le genre *Phoronopsis* a été créé par Gilchrist en 1907 pour une nouvelle espèce de Phoronidien, *Phoronopsis albomaculata*, découverte à False Bay (Afrique du Sud). Il se distingue du genre *Phoronis* par la présence d'une invagination de l'épiderme sous le lophophore au niveau du nerf circulaire. Depuis, d'autres espèces du genre *Phoronopsis* ont été découvertes et décrites, mais *Ph. albomaculata*, excepté les deux travaux de Gilchrist (1907, 1919), est restée une espèce pratiquement inconnue.

Des prélèvements, effectués en 1964-1965 sur la pente interne du Grand Récif de Tuléar (SW Madagascar) et triés récemment, nous ont permis de retrouver cette espèce et de pouvoir ainsi préciser ses caractères taxonomiques et écologiques.

1. Biotopes

Phoronopsis albomaculata n'a été récoltée par Gilchrist que sur des grès du lagon de False Bay (Kapland, Afrique du Sud), par des fonds de 18 à 27 m, en compagnie d'une population dense de *Phoronis capensis*. Toutefois, Morgan (1959, 1961) ne la mentionne nullement dans l'étude écologique de cette baie.

Sur le Grand Récif de Tuléar (SW Madagascar ; fig. 1), *Phoronopsis albomaculata* a été retrouvée en abondance (17 individus/50 dm^3) dans des graviers et sables grossiers bien classés, mais colmatés en profondeur par une fraction fine ($P_{14} = 2{,}5$ mm, $Q_1 = 2{,}2$ mm, $M = 1{,}6$ mm, $Q_3 = 1{,}05$ mm, $P_{84} = 0{,}86$ mm, $\lambda\varphi = 0{,}55$, $SK = 0{,}92$).

Ces sédiments organogènes, principalement issus de la désagrégation des édifices récifaux, sont mis en place par des houles diffractées en dedans des cornes récifales (Thomassin, 1969). La faune associée est composée d'espèces gravellicoles, telles les Polychètes *Euthalenessa djiboutiensis*, *Sthenelanella uniformis*, *Chloeia fusca*, de l'Échinide *Metalia robillardi*, du Céphalocordé *Asymetron lucayanum*, et d'espèces vivant dans le colmatage du système microcavitaire de la masse récifale, telles les Polychètes *Eunice vittata*, *Audouina tentaculata*, *Pista* sp.

Ce peuplement est référable à la biocoenose des sables grossiers sous l'influence de courants de fond, mis en évidence par Thomassin (1968) ; il est identique à celui rencontré dans les sédiments épirécifaux de la zone à microatolls. Dans cette station (fig. 1), *Phoronopsis albomaculata* est accompagnée d'un individu de *Phoronis mülleri* [1], espèce recherchant des lieux de décantation de matières organiques. Un exemplaire isolé de *Phoronopsis albomaculata* a été

1. Le Code de Nomenclature Zoologique préconise l'orthographe *muelleri*, mais l'auteur a préféré conserver l'écriture classique, *mülleri* (N.D.L.R.).

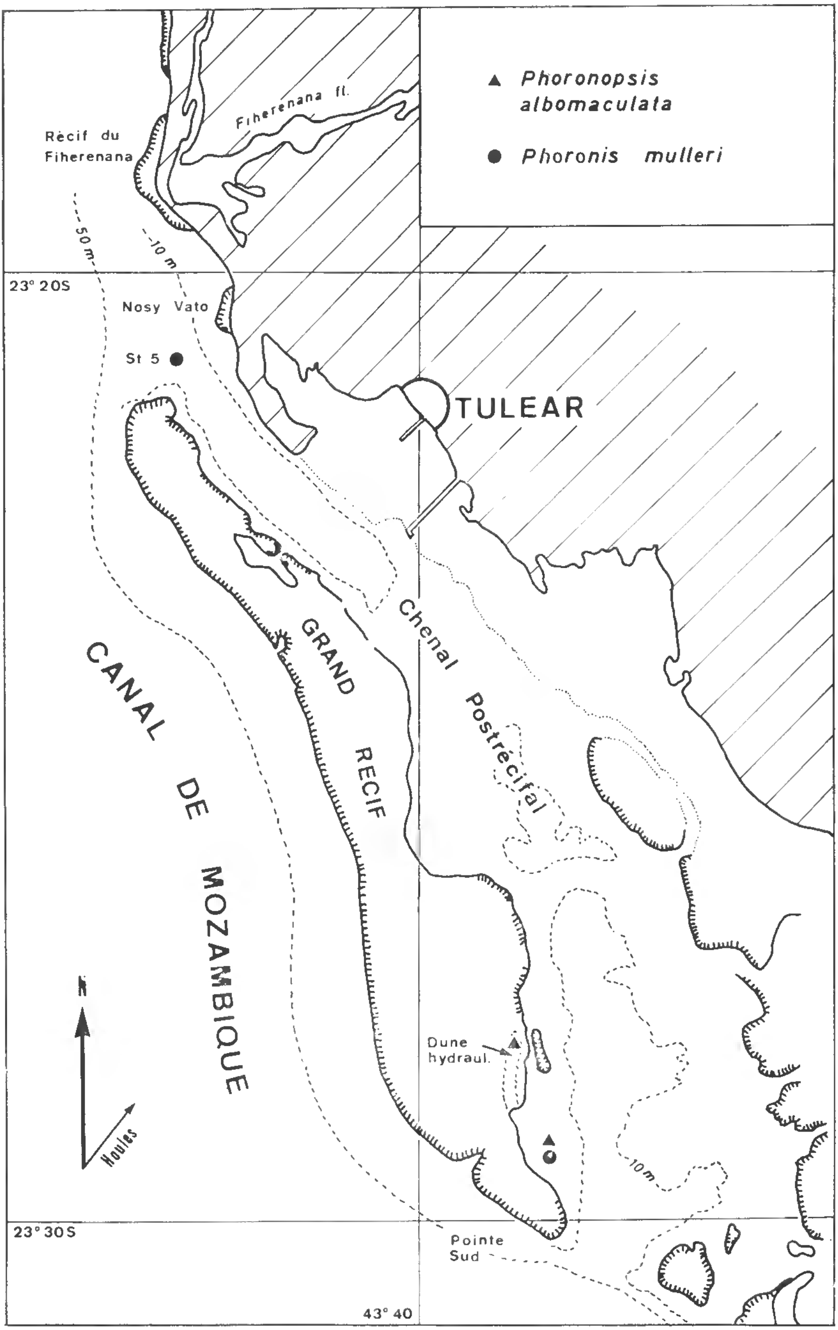


FIG. 1. — Localisation de *Phoronopsis albomaculata* et de *Phoronis mülleri* (station 5 ; d'après EMIG, 1969).

retrouvé dans les sédiments fins d'une dune hydraulique, en placage sur la pente interne du Grand Récif (fig. 1). Il s'y trouvait en accidentel, associé aux Polychètes *Lumbriconereis latreilli*, *Dispio uncinata*, *Mesochaetopterus minutus*, au Gastéropode *Distorsio anus*, à l'Échinide *Lovenia elongata.*

Selon Gilchrist (1907), *Phoronopsis albomaculata* vit isolée, dans un tube couvert de grains de sable et de fragments coquilliers ; ce tube est fixé par une face aplatie au substrat rocheux, sans le pénétrer, et il est courbé de telle façon que ses extrémités soient rapprochées. Cependant, dans une étude postérieure, Gilchrist (1919) mentionne, chez un bourgeon asexué de *Ph. albomaculata*, l'enfouissement entre des pierres dans une vase sableuse et la fixation de ce bourgeon au sein du sédiment. Lors des prélèvements effectués en plongée, nous n'avons pas observé que cette espèce vive couchée sur le sédiment ou fixée sur des fragments grossiers. Il est fort probable que, comme toutes les espèces vivant dans des sédiments meubles, *Ph. albomaculata* soit enfoncée verticalement dans celui-ci.

Trois espèces de Phoronidiens ont été signalées de Madagascar jusqu'alors ; à Nosy-Bé : *Phoronopsis californica* (Emig & Plante, 1969), à Tuléar et dans la Baie d'Ambaro : *Phoronis mülleri* (Emig, 1969 ; Guerin-Ancey, 1969), à Tuléar : *Phoronopsis albomaculata.* Il nous paraît intéressant de comparer l'écologie de *Ph. albomaculata* à celles des autres espèces. *Phoronopsis californica* a été récoltée en plongée, par 17 m environ, dans les graviers et sables grossiers à *Branchiostoma belcheri* de la passe de Nosy-Komba, soumise à de très forts courants de marée. *Ph. albomaculata* semble préférer les sédiments grossiers sous influence de courants de fond moins violents, colmatés en profondeur, à *Asymetron lucayanum.* Son absence dans les sédiments du même type, dans la retenue d'eaux épirécifales, au niveau de la zone à microatolls, peut s'expliquer par le fait que cette espèce ne puisse supporter l'échauffement de ce milieu durant les basses-mers de vives-eaux, qui ont lieu à Tuléar aux environs de midi, heure locale. *Phoronis mülleri*, espèce cosmopolite, semble, d'après Emig (1969), rechercher les fonds sablo-vaseux de décantation de matières organiques. Dans la baie d'Ambaro (NW Madagascar), elle a été récoltée dans des vases et vases sableuses, à forte teneur en matières organiques, subissant l'influence des atterrissements fluviatiles. A Tuléar, Guerin-Ancey (1969) la retrouve dans des sables vaseux de la biocoenose à *Dosinia tumida* et *Ensiculus philipianus*, située à cet endroit sur le passage d'un contre-courant profond, dont les eaux sont chargées de matières organiques, mises en suspension à partir d'un lieu de décantation des alluvions du fleuve Fiheremana.

Nous-même la rencontrons en profondeur dans un sédiment, dont la maille est colmatée par une fraction fine, et où les apports de matières organiques attirent la Polychète *Audouina tentaculata*, indicatrice d'autopollution.

En conclusion, la répartition des trois espèces peut être résumée comme suit.

Phoronopsis californica — Graviers et sables grossiers sous influence de vifs courants, à *Branchiostoma belcheri.* Indo-Pacifique (Californie, NW Madagascar).

Phoronopsis albomaculata — Sables grossiers sous l'influence de courants de fond, colmatés en profondeur, à *Asymetron lucayanum.* SW Océan Indien (Afrique du Sud, SW Madagascar).

Phoronis mülleri — Fonds vaseux de décantation de matières organiques. Cosmopolite.

2. Description de l'espèce

1. *Longueur et couleur*

Selon Gilchrist (1907), la longueur du tube est de 30 mm environ et celle de l'animal de 18 mm, le diamètre du corps variant de 1 à 2 mm selon la région du corps. Nos exemplaires fixés mesuraient de 20-30 mm environ, mais, comme Emig l'a signalé dans des travaux antérieurs, la longueur réelle de l'animal en extension est généralement trois à cinq fois supérieure. Gilchrist (1919) a observé que la longueur peut passer du simple au double en quelques minutes. On peut supposer que la longueur réelle de *Ph. albomaculata* est en réalité de l'ordre de 80-150 mm. Le diamètre du corps de nos exemplaires varie de 0,5 à 1,5 mm.

En ce qui concerne les couleurs de *Ph. albomaculata*, nos animaux ayant été fixés, nous ne pouvons que reprendre la description de Gilchrist (1907) : les tentacules ont des grains pigmentaires blancs (fig. 2), semblables à ceux de *Phoronis psammophila* ; la base du lophophore possède une pigmentation blanche en forme de cercle ; à part cette pigmentation blanche, le lophophore est transparent et le corps légèrement jaunâtre.

2. *Lophophore et tentacules*

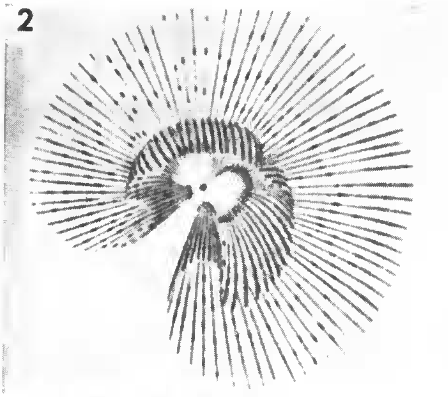
Le lophophore de *Ph. albomaculata* est en forme de fer à cheval, avec les pointes incurvées vers la cavité lophophorale (fig. 2), identique à ceux de *Phoronis psammophila* et *Phoronis hippocrepia.*

Gilchrist a dénombré 126 tentacules, dont la longueur est légèrement supérieure à 3 mm. Nos exemplaires ayant pour la plupart autotomisé leur lophophore, nous n'avons pu compter les tentacules que sur deux animaux : 96 et 103 tentacules, dont la longueur est de l'ordre de 2 mm.

L'invagination de l'épiderme sous le lophophore, caractéristique du genre *Phoronopsis*, est peu profonde chez *Ph. albomaculata*, de l'ordre de 0,1 mm. Chez certains individus, elle n'est bien marquée que sur le côté anal (fig. 3).

Fig. 2. — Lopbophore de *Phoronopsis albomaculata* (négatif), d'après Gilchrist (1907).
Fig. 3. — Coupe longitudinale du lophophore et de la partie antérieure du corps. L'invagination de l'épiderme (flèches) n'est visible que sur le côté anal. (1 mm = 22 μ).
Fig. 4. — Néphridie de *Ph. albomaculata*. Coupe au niveau de l'entonnoir anal. (1 mm = 4,5 μ).
Fig. 5. — Coupe transversale oblique, montrant l'entonnoir oral de la néphridie gauche et le pore urinaire de la néphridie droite. (1 mm = 4 μ).
Fig. 6. — Représentation schématique d'une néphridie de *Ph. albomaculata* et sa projection. La paroi séparant les deux entonnoirs est en trait pointillé, sa continuité ou son interruption n'ayant pas pu être constatées avec certitude.
Fig. 7. — Coupe transversale dans la région musculaire du corps ; la formule musculaire est : $\frac{27|26}{15|12} = 80$. (1 mm = 10 μ).
Fig. 8. — Coupe transversale dans la région musculaire du corps ; la formule musculaire est : $\frac{21|21}{13|12} = 67$. (1 mm = 10 μ).
Abréviations : br.a. = branche ascendante des néphridies ; br.d. = branche descendante ; e.a. = entonnoir anal des néphridies ; e.o. = entonnoir oral ; ep = épiderme ; fg = fibre nerveuse géante gauche ; i = intestin ; inv. = invagination de l'épiderme ; lo = lophophore ; mc = muscle circulaire ; ml = muscle longitudinal ; oes = œsophage ; p.est. = pré-estomac ; p.u. = pore urinaire des néphridies ;
1. mésentère latéral gauche ; 2. mésentère principal anal ; 3. mésentère latéral droit ; 4. mésentère principal oral.

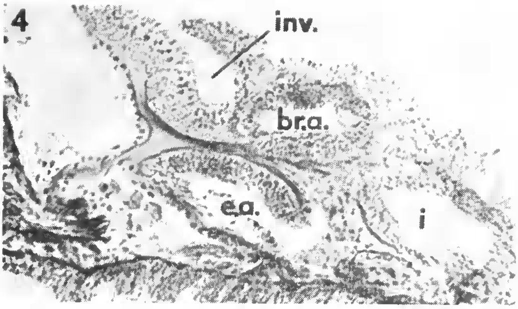
2



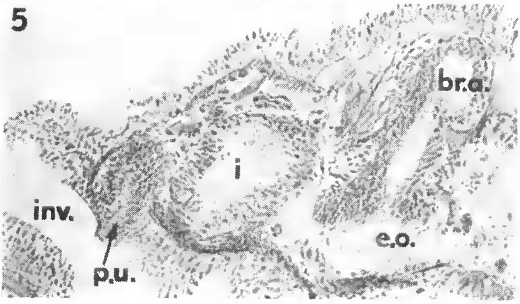
3


lo
e.o.
br.a
œs

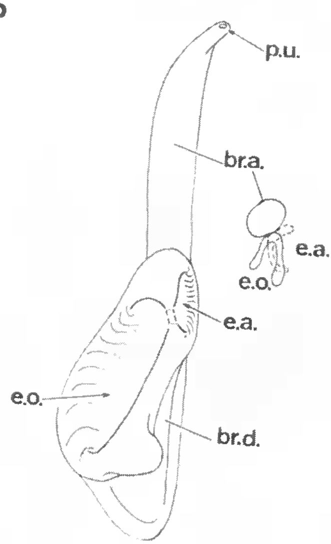
4


inv.
br.a.
e.a.
i

5

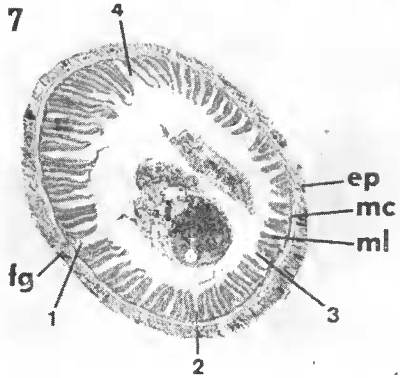

br.a.
i
inv.
e.o.
p.u.

6

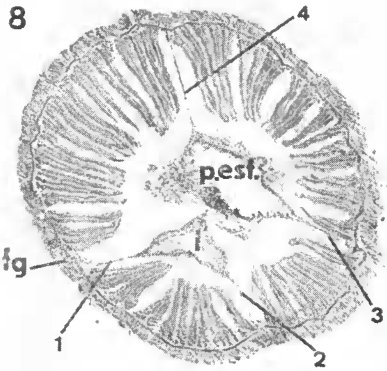

p.u.
br.a.
e.a.
e.o.
e.a.
e.o.
br.d.

c.e.

7


4
ep
mc
ml
fg
1
3
2

8


4
p.esf.
fg
1
3
2

3. *Néphridies*

Entre la récolte et la fixation, la plupart des animaux ont eu le temps d'autotomiser leur lophophore ; en conséquence, nous n'avons pu observer que les néphridies de cinq exemplaires, trois sur coupes transversales et deux sur coupes longitudinales.

Les néphridies de *Ph. albomaculata* sont du type à deux entonnoirs. L'entonnoir anal, petit, s'appuie sur le diaphragme (fig. 4) et s'ouvre au-dessus de l'entonnoir oral, dans le coelome anal (fig. 4, 5). L'entonnoir oral, plus grand, se prolonge plus bas, dans le coelome oral (fig. 5, 6). Une trop longue fixation au formol ayant altéré les tissus au niveau des entonnoirs, il nous est impossible de préciser si la paroi séparant les deux entonnoirs est continue ou si elle est interrompue comme celle des entonnoirs des néphridies de *Ph. harmeri* (Emig, 1968). La figure 6 ne représente donc qu'un schéma qu'il faudra compléter ultérieurement. Sur certaines coupes, il semble que, avant la fermeture de l'entonnoir anal (due à la jonction du mésentère latéral avec l'œsophage), les deux entonnoirs n'en fassent plus qu'un, avec disparition de la paroi les séparant. Sur d'autres coupes, il est à supposer que cette paroi est ininterrompue, les deux entonnoirs étant bien distincts, comme ceux de *Phoronopsis californica* (Emig, 1969).

Gilchrist (1907) décrit des néphridies s'ouvrant par deux entonnoirs très bien marqués et larges, prenant appui sur la mésentère latéral.

Comme Gilchrist, nous avons observé qu'aucun des deux entonnoirs n'a de prolongements le long du mésentère latéral, ainsi que cela s'observe chez *Ph. harmeri* et *Ph. californica*. La base de l'entonnoir oral n'est marquée que par un épaississement du tissu de l'entonnoir (fig. 6).

La branche descendante n'est représentée que par un sillon, qui se jette à la base des entonnoirs dans la branche ascendante (fig. 5). Cette dernière, de section ovale, rectiligne et environ deux fois plus longue que la branche descendante (fig. 6), pénètre dans sa partie supérieure à l'intérieur du repli épidermique sous le lophophore et elle s'ouvre sous l'anus par le pore urinaire dans l'invagination (fig. 5). L'épithelium est épais et la lumière de la branche ascendante est étoilée (fig. 4), comme celle de *Ph. harmeri*.

D'après le travail de Emig (1969) sur les néphridies des Phoronidiens, *Ph. albomaculata*, de par les caractères de ses néphridies, se range dans le groupe 3, comprenant *Ph. harmeri* et *Ph. californica* ; ce groupe se distingue par des néphridies du type à deux entonnoirs, ayant une longue branche descendante et de larges entonnoirs.

4. *Fibre nerveuse géante*

Comme chez les autres espèces du genre *Phoronopsis*, la fibre nerveuse géante est unique. Elle se situe à gauche (Gilchrist, 1907), près de l'attache du mésentère latéral gauche ; son diamètre varie de 15 à 24 μ dans la région musculaire du corps (fig. 7, 8).

5. *Gonades*

Gilchrist (1919) laisse supposer que *Ph. albomaculata* est dioïque ; sur nos exemplaires, nous n'avons observé que des ovaires, sans que des spermato-

zoïdes soient présents. GILCHRIST (1919) décrit, également, une reproduction asexuée par scission transversale au niveau de la région musculaire du corps.

6. *Muscles longitudinaux*

Nous avons établi les formules musculaires d'après SELYS-LONGCHAMPS (1907) :

$$\frac{\text{coelome oral gauche}|\text{coelome oral droit}}{\text{coelome anal gauche}|\text{coelome anal droit}}$$

GILCHRIST (1907) ne mentionne qu'une seule formule :

$$\frac{32|30}{18|14} = 94.$$

Le nombre de muscles longitudinaux augmente en descendant vers l'ampoule, nous avons relevé chez un individu l'augmentation suivante :

$$\frac{22|23}{14|11} \to \frac{23|25}{15|12} \to \frac{26|25}{15|13}.$$

Nous avons établi des formules musculaires chez 17 exemplaires :

$$\frac{21|21}{13|12} = 67\,;\ \frac{20|24}{14|10} = 68\,;\ \frac{22|23}{12|12} = 69\,;\ \frac{22|22}{13|12} = 69\,;\ \frac{22|24}{13|11} = 70\,;\ \frac{21|24}{13|13} = 71\,;$$

$$\frac{23|21}{14|13} = 71\,;\ \frac{21|22}{15|13} = 71\,;\ \frac{21|22}{15|15} = 73\,;\ \frac{24|22}{14|13} = 73\,;\ \frac{24|22}{15|14} = 75\,;\ \frac{26|27}{11|11} = 75\,;$$

$$\frac{25|24}{15|13} = 77\,;\ \frac{24|26}{15|14} = 79\,;\ \frac{27|26}{15|12} = 80\,;\ \frac{24|26}{18|12} = 80\,;\ \frac{30|24}{14|14} = 82.$$

De l'ensemble des résultats ci-dessus, nous avons tiré une formule musculaire générale :

$$[67 - 94]\ \frac{20 - 32|21 - 30}{11 - 18|10 - 15}.$$

3. DIAGNOSE DE *Phoronopsis albomaculata* GILCHRIST, 1907

Longueur et couleur : animaux fixés de 18-30 mm, longueur réelle probable de 80-150 mm ; tentacules pigmentés de grains blancs, pigmentation circulaire blanche à la base du lophophore ; tentacules et lophophore transparent ; corps légèrement jaunâtre.

Tentacules : 96 — 126 (longueur 2-3 mm).

Lophophore : en forme de fer à cheval avec les pointes incurvées vers la cavité lophophorale.

Néphridies : type à deux entonnoirs : anal petit, oral grand.

Fibre nerveuse géante : unique à gauche (diamètre 15-24 μ).

Gonades : probablement dioïque.

Muscles longitudinaux : formule générale $[67\text{-}94]\ \frac{20 - 32|21 - 30}{11 - 18|10 - 15}$.

Invagination peu profonde, parfois absente sur le côté oral.

4. Conclusion

Phoronopsis albomaculata a été la première espèce décrite du genre *Phoronopsis.* Du point de vue écologique, nous l'avons récoltée dans un biotope qui est intermédiaire entre les sédiments très grossiers à *Phoronopsis californica* et les sables vaseux de *Phoronis mülleri.* Décrits sommairement par Gilchrist (1907), les caractères taxonomiques ont été complétés, sauf en ce qui concerne les néphridies, pour lesquelles il ne nous a pas été possible de préciser la morphologie des entonnoirs.

Ph. albomaculata se rapproche plus de *Ph. harmeri* que de *Ph. californica.* Ces trois espèces ont des caractères taxonomiques communs : entre le métasome et le lophophore l'épiderme présente une invagination, caractéristique du genre *Phoronopsis* ; les néphridies sont du type à deux entonnoirs, larges, avec une longue branche descendante ; la fibre nerveuse géante est unique, à gauche ; le nombre de muscles longitudinaux est élevé. Toutes ces espèces sont probablement dioïques.

Station Marine d'Endoume et Centre d'Océanographie, 13 — Marseille (7e)

BIBLIOGRAPHIE

Emig, C. C., 1968. — Étude comparative des néphridies de *Phoronis psammophila* Cori, *Phoronis hippocrepia* Wright et *Phoronopsis harmeri* Pixell. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **93**, 1, pp. 109-114.

— 1969. — Étude anatomique de néphridies chez divers Phoronidiens. *Tethys*, 2,

— 1969. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. IV. *Phoronis mülleri* Selys-Longchamps, 1907. (Sous presse).

— et R. Plante, 1969. — Considérations sur la systématique des Phoronidiens. V. *Phoronopsis californica* Hilton, 1930. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris* (sous presse).

Gilchrist, J. D. F., 1907. — New forms of the *Hemichordata* from South Africa. *Trans. S. Afr. Phil. Soc.*, **17**, pp. 151-176.

— 1919. — Reproduction by transverse fission in *Phoronopsis. Quart. J. Micr. Soc.*, **63**, pp. 493-507.

Guérin-Ancey, O., 1969. — Peuplements des vases et sables vaseux du chenal post-récifal de Tuléar, Sud-Ouest de Madagascar. Thèse spécialité, océanogr., Fac. Sci. Marseille.

Morgan, J. F. C., 1959. — The benthic ecology of False Bay. Part I : The biology of infratidal rocks, observed by diving, related to that intertidal rocks. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, **35**, 5, pp. 387-447.

— 1962. — *Id.* Part II : Soft and rocky bottom, observed by diving and sampling by dredging, and the recognition of grounds. *Ibid.*, **36**, 4, pp. 287-334.

Selys-Longchamps, M. de, 1907. — *Phoronis.* Fauna u. Flora, Neapel, **30**.

Thomassin, B., 1968. — Peuplements de deux biotopes de sables coralliens sur le Grand Récif de Tuléar, Sud-Ouest de Madagascar. *Rec. Trav. Sta. Mar. End.*, fasc. hors-sér. suppl. 9, *Trav. Sta. mar. Tuléar* (sous presse).

— 1969. — Les biotopes de sables coralliens dérivant des appareils récifaux de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Symposium « Récifs et Environnements »*, 11-16 janvier 1969, Mandapam Camp, Indes.